

ОСОБЕННОСТИ МЕТАБОЛИЗМА В ТКАНЯХ МОЛЛЮСКА-ВСЕЛЕНЦА В ЧЁРНОЕ МОРЕ *ANADARA KAGOSHIMENSIS* (TOKUNAGA, 1906) (BIVALVIA: ARCIDAE)

© 2016 Головина И.В.¹, Гостюхина О.Л.¹, Андреев Т.И.²

¹ Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН,
299011, г. Севастополь, пр. Нахимова, 2, ivgolovina@mail.ru

² Севастопольский государственный университет,
299053, г. Севастополь, ул. Университетская, 33

Поступила в редакцию 21.02.2014

Проведено сравнение показателей антиоксидантной системы, углеводного, белкового и энергетического обмена в тканях двустворчатого моллюска-вселенца *Anadara kagoshimensis*. Установлена тканевая специфика исследованных параметров, показано, что нога анадары наряду с гепатопанкреасом и жабрами является важным метаболическим органом с высоким уровнем обмена и антиоксидантной защиты. Содержание низкомолекулярных биоантиоксидантов и активность антиоксидантных ферментов в исследованных тканях моллюска специфически сбалансировано. Обсуждаются поведенческие, физиологические и биохимические предпосылки успеха инвазии анадары в Азово-Черноморском бассейне.

Ключевые слова: виды-вселенцы, Чёрное море, двустворчатые моллюски, метаболизм, *Anadara kagoshimensis*.

Введение

Наиболее крупной группой морских вселенцев в морях Европы являются беспозвоночные (63%), среди которых самый многочисленный тип – моллюски [Katsanevakis et al., 2013].

Двустворчатый моллюск *Anadara kagoshimensis* (ранее *A. cornea/inaequivalvis*), систематическое положение которого в настоящее время подтверждено генетическими методами [Krapal et al., 2014], – индо-тихоокеанский вид, пример распространения термофильных организмов в северном направлении в период потепления. Первые находки анадары относятся к 1960–1970-м гг. и совпадают с началом антропогенного нарушения состояния экосистемы Чёрного моря, во время которого интенсивность появления чужеродных видов увеличилась более чем вдвое за двадцатилетний промежуток [Ревков,

2003; Заика и др., 2010; Шиганова и др., 2012]. Случайная интродукция новых видов, часто связанная со сбросом балластных вод судов, стала одной из форм антропогенного влияния. В конце 1980-х гг. появление нового черноморского вселенца, гребневика *Mnemiopsis leidyi*, на фоне общей эвтрофикации Чёрного моря привело к увеличению количества взвешенного органического вещества и заилению грунтов [Bologa et al., 1995]. В условиях пониженного содержания кислорода в воде конкурентное преимущество перед аборигенными видами двустворчатых моллюсков получила более устойчивая к заморам анадара, которая успешно натурализовалась и полностью завершила колонизацию Азово-Черноморского бассейна [Анистратенко, Халиман, 2006]. Если в первой половине XX в. в основных биоценозах донной фауны Чёрного

моря преобладали *Chamelea gallina*, *Mytilus galloprovincialis* и *Modiolula phaseolina*, то в начале XXI в. на участке шельфа с повышенным терригенным осадконакоплением и менее благоприятным кислородным режимом было обнаружено новое сообщество с доминированием вселенца *Anadara kagoshimensis* (= *Anadara* cf. *inaequivalvis*) [Чикина, 2009].

Особенности биологии анадары дают этому моллюску ряд преимуществ по сравнению с другими черноморскими *Bivalvia*. Он встречается на различном грунте (песчаном, каменистом, илистом) и глубине (3–60 м), раковина значительно толще и прочнее, чем у одноразмерных особей моллюсков рода *Cerastoderma*, поэтому вселенец может служить доступным кормом для бентосоядных рыб только в первые два года жизни [Анистратенко, Халиман, 2006; Чикина, 2009; Sahin et al., 2009; Финогонова и др., 2012]. *Anadara kagoshimensis* характеризуется продолжительным онтогенезом, низкой долей смертности взрослых особей, половое созревание наступает при длине раковины около 1–2 см [Чикина и др., 2003; Sahin et al., 2006]. Вид эвритермный и эвригалинный, устойчив к гипоксии и аноксии, имеет гемоглобинсодержащие эритроциты [Чихачёв и др., 1994; Holden et al., 1994; Новицкая, Солдатов, 2011]. Он преадаптирован к колебаниям уровня кислорода в воде, поскольку даже в условиях нормоксии гораздо более экономно потребляет кислород по сравнению с мидией [Солдатов и др., 2005]. Ткани анадары содержат большое количество каротиноидов, среди них доминируют изомеры, обладающие наиболее выраженными антиоксидантными свойствами [Бородина и др., 2009; Бородина, 2013]. Концентрация гемоцитов, которым принадлежит ведущая роль в защите от инфекционных заболеваний и заражения паразитами, в гемолимфе данного вселенца на порядок выше, чем у черноморских аборигенов *Chamelea*

gallina и *Mytilus galloprovincialis* [Колючкина, 2009]. Приведённые факты свидетельствуют о более высоком физиологическом и иммунологическом статусе анадары. Инвазионные виды обычно имеют физиолого-биохимические характеристики, позволяющие им успешно состязаться с нативными [Yao, Somero, 2013].

С целью определения особенностей метаболизма анадары в настоящей работе проведено сравнение показателей антиоксидантной системы, углеводного, белкового и энергетического обмена в её тканях.

Материал и методы

В работе использовали половозрелых особей *Anadara kagoshimensis* с длиной раковины 25–33 мм. Моллюски собраны в районе пос. Кацевели (Южный берег Крыма) с коллекторных установок устричной фермы в Голубом заливе на глубине 2.5–3.5 м. После транспортировки моллюсков выдерживали в аквариумах с проточной морской водой в течение 2–3 суток. Препарирование тканей (гепатопанкреаса, жабр и ноги), гомогенизацию и центрифугирование проводили при температуре 0–4 °С. Определяли активность лактатдегидрогеназы (ЛДГ, 1.1.1.27) и малатдегидрогеназы (МДГ, 1.1.1.37) – по скорости окисления НАДН₂ [Мильман и др., 1974], аспартат- и аланинаминотрансфераз (АсАТ, 2.6.1.1; АлАТ, 2.6.1.2) – динитрофенилгидрозиновым методом Райтмана-Френкеля [Камышников, 2004]. Активность γ -глутамилтранспептидазы (ГГТП, 2.3.2.2) оценивали по реакции с L-глутамил-p-нитроанилидом, активность катепсина D (3.4.23.5) – по кислоторастворимым продуктам ферментативного гидролиза гемоглобина, содержание в тканях белка определяли методом Лоури, аминного азота – по реакции с нингидрином, мочевины – по реакции с диацетилмонооксимом, концентрацию

глюкозы в тканях – глюкозидазным методом, лактата – ферментативным методом по скорости восстановления НАДН₂, пирувата – по реакции с 2,4-динитрофенилгидразином [Камышников, 2004]. Активность глутатионпероксидазы (ГП, 1.11.1.9) определяли по накоплению окисленного глутатиона (GSSG), глутатионредуктазы (ГР, 1.6.4.2) – по убыли НАДФН [Переслегина, 1989], каталазы (1.11.1.6) – по реакции с молибдатом аммония [Гирич, 1999], супероксиддисмутазы (СОД, 1.15.1.1) – по реакции с тетразолиевым нитросиним [Nishikimi et al., 1972]. Активность ферментов измеряли спектрофотометрически в супернатанте при стандартной температуре 25.0 °С. В гомогенате определяли уровень восстановленного глутатиона GSH по образованию комплекса с аллоксановым реактивом [Путилина, 1982] и интенсивность процессов пероксидного окисления липидов (ПОЛ) по количеству ТБК-активных продуктов (ТБК-АП) [Стальная, Гаришвили, 1977].

Достоверность различий оценивали с помощью *t*-критерия Стьюдента. Отличия считали статистически значимыми при $P \leq 0.05$, результаты представлены в виде $M \pm m$. Объём выборочных совокупностей составлял 10–20 особей.

Результаты и обсуждение

На рисунках 1–6 представлены полученные результаты.

Наибольшее содержание энергетических субстратов и метаболитов белкового и углеводного обмена установлено в гепатопанкреасе анадары (рис. 1 и 2). Концентрация глюкозы, лактата, пирувата, белка, аминокислот и мочевины достоверно понижается в ряду гепатопанкреас>жабры>нога, $P < 0.05$ – 0.001 . Аналогичный факт установлен по содержанию глюкозы в тканях мидии: гепатопанкреас>жабры>мышцы>гонады [Горомосова, Шапиро, 1984]. Гепатопанкреас моллюсков

представляет собой орган, совмещающий функции поджелудочной железы и печени, активно расщепляющий и запасующий углеводы, белки, жиры. Эти метаболические ресурсы интенсивно используются в процессе гаметогенеза и во время стрессов разной природы, в том числе и в анаэробных условиях [Хочачка, Сомеро, 1977, 1988; Горомосова, Шапиро, 1984; Бахмет и др., 2012]. На начальных этапах аноксии и голодания именно гепатопанкреас анадары выступает донором аминокислот для процессов биосинтеза и энергетического обеспечения тканей [Андреенко и др., 2009а, б].

Мочевина является не только конечным продуктом распада белков, но и низкомолекулярным антиоксидантом, способным вступать в обменные реакции с активными формами кислорода (АФК) и ингибировать ПОЛ. Значение высокой концентрации мочевины в тканях особенно велико в условиях окислительного стресса, поскольку пул АО ферментов быстро истощается, и необходимо значительное время для их синтеза. Исследователи рассматривают накопление мочевины в тканях как реализацию её защитных антиоксидантных функций, связанных со стабилизацией мембран и модификацией ферментов, сокращением числа железосодержащих центров ПОЛ, она легко проникает через гистогематический барьер, в эритроцитах связывается с гемоглобином, в сыворотке крови – с альбумином [Кения и др., 1993; Чеснокова и др., 2006]. Содержание мочевины в гепатопанкреасе и жабрах стрессоустойчивой анадары в 20–27 раз больше, а уровень ПОЛ во всех исследованных тканях вселенца вдвое меньше, чем у мидии [Солдатов и др., 2008; Гостюхина, Головина, 2013]. Обращает на себя внимание то, что в отличие от мидии, низкое содержание мочевины в ноге анадары компенсируется значительным

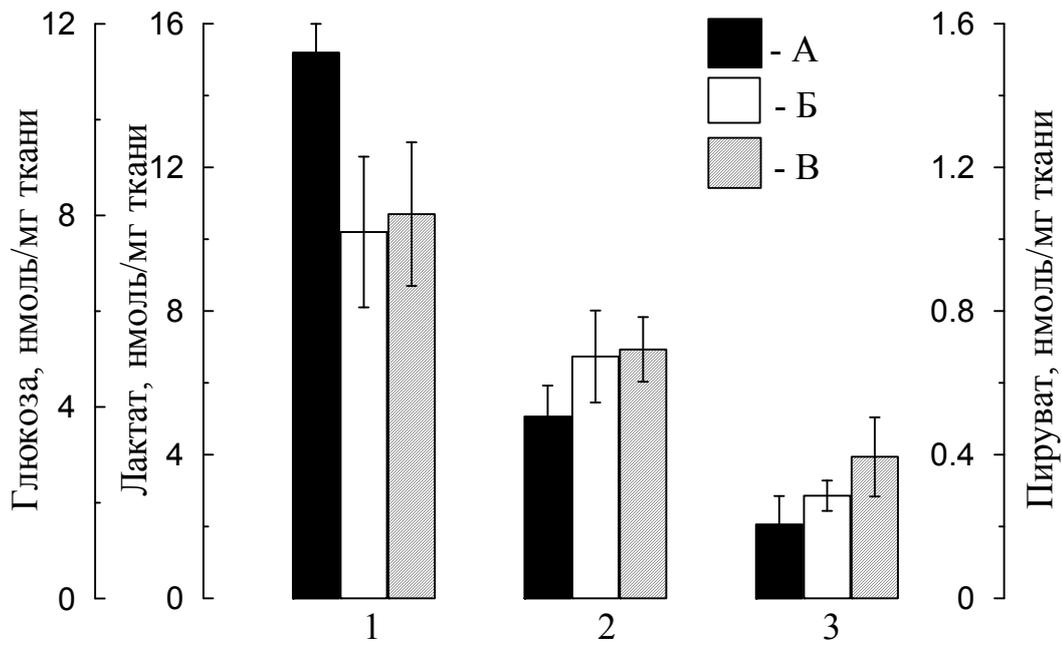


Рис. 1. Содержание глюкозы (А), лактата (Б) и пирувата (В) в гепатопанкреасе (1), жабрах (2) и ноге (3) анадров.

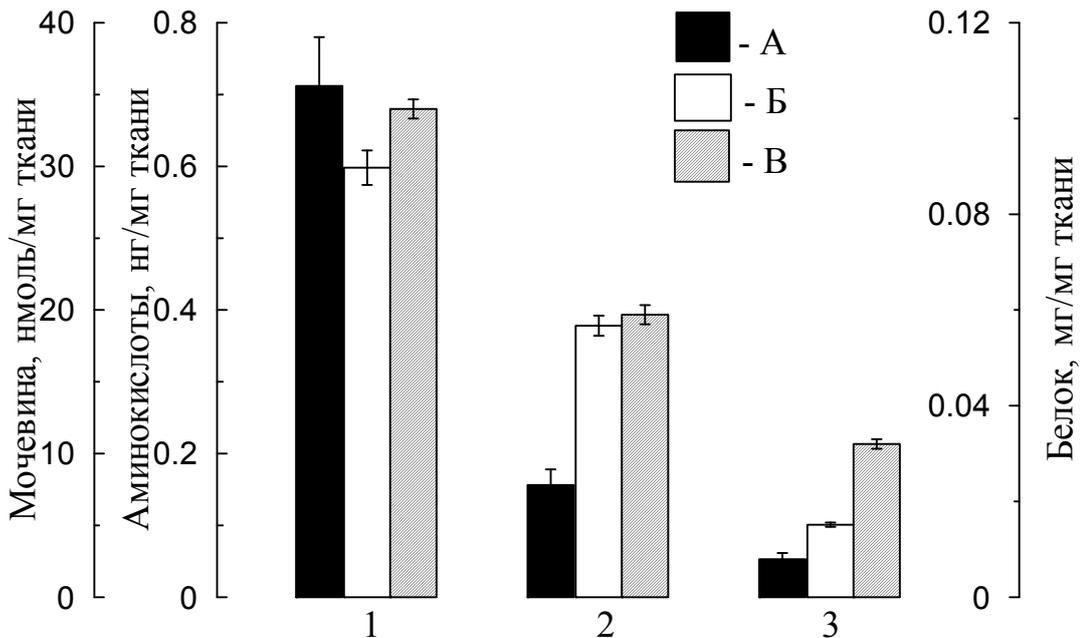


Рис. 2. Содержание мочевины (А), аминокислот (Б) и белка (В) в гепатопанкреасе (1), жабрах (2) и ноге (3) анадров.

ресурсом других антиоксидантов – глутатиона (рис. 3) и каротиноидов [Бородина и др., 2009].

Любая стрессовая реакция организма в норме сопровождается кратковременным увеличением количества АФК, что приводит к усилению процессов окислительной модификации липидов, белков и

углеводов. Интенсивность ПОЛ в гепатопанкреасе анадров по сравнению с другими исследованными тканями достоверно наиболее высокая и понижается в ряду гепатопанкреас>жабры>нога, $P < 0.05 - 0.001$ (рис. 4). Нестабильные пероксиды липидов распадаются с образованием высокотоксичных альдегидов, способных

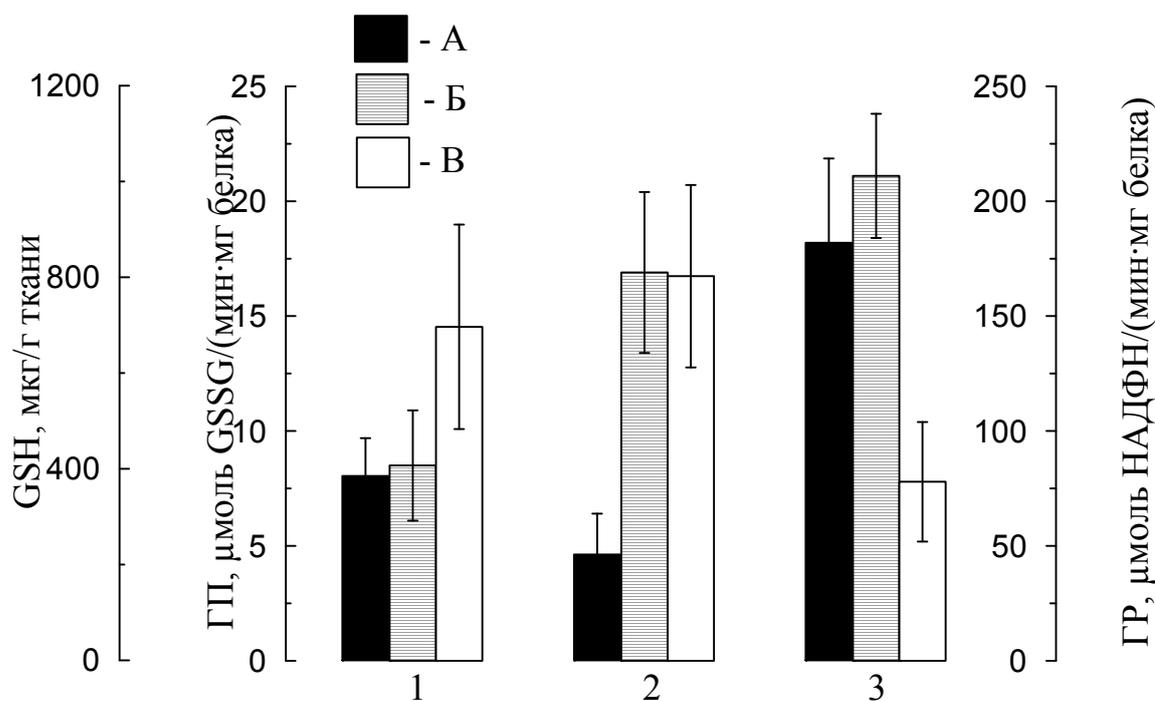


Рис. 3. Содержание глутатиона (А), активность ГП (Б) и ГР (В) в гепатопанкреасе (1), жабрах (2) и ноге (3) анадров.

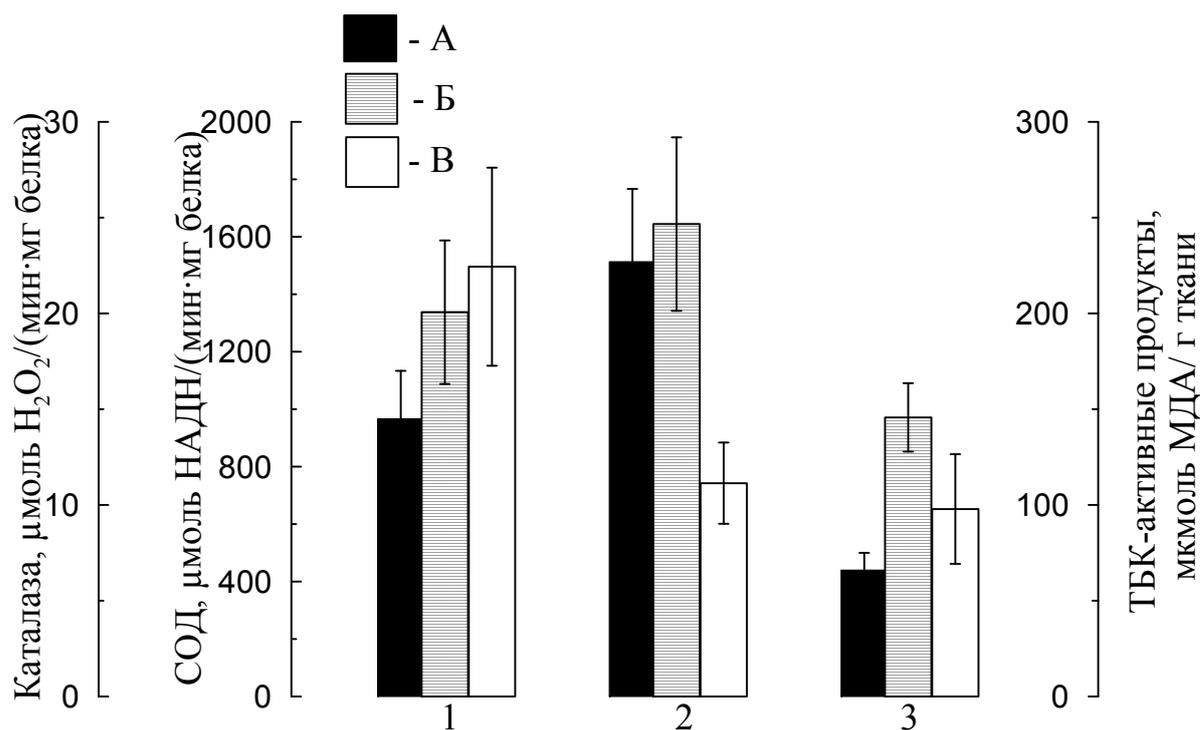


Рис. 4. Активность каталазы (А), СОД (Б) и содержание ТБК-активных продуктов (В) в гепатопанкреасе (1), жабрах (2) и ноге (3) анадров.

изменять структуру мембран, подавлять гликолиз, окислительное фосфорилирование и синтез белков [Меньшикова, Зенков, 1993; Колісник та ін., 2009]. Активность ферментов ЛДГ,

МДГ, АлАТ и АсАТ, задействованных в этих процессах, в гепатопанкреасе анадров на фоне максимального уровня ПОЛ была ниже, чем в других исследованных тканях (рис. 5).

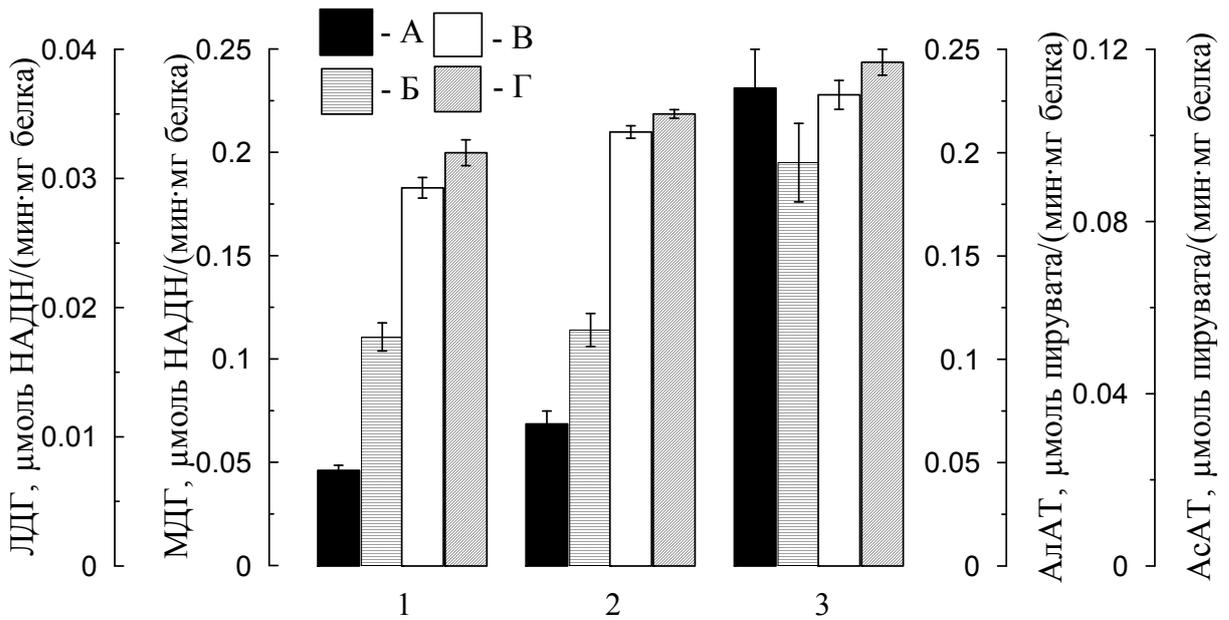


Рис. 5. Активность ЛДГ (А), МДГ (Б), АлАТ (В) и АсАТ (Г) в гепатопанкреасе (1), жабрах (2) и ноге (3) анадары.

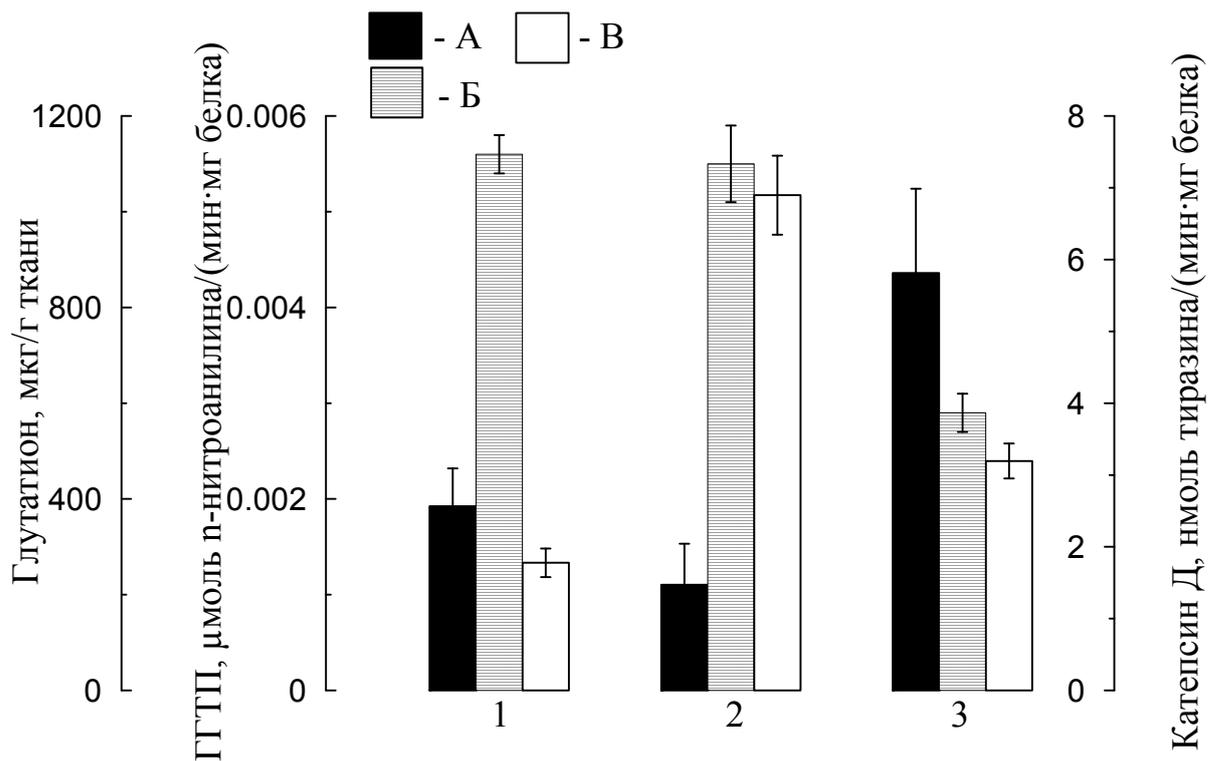


Рис. 6. Содержание глутатиона (А), активность ГГТП (Б) и катепсина Д (В) в гепатопанкреасе (1), жабрах (2) и ноге (3) анадары.

Одну из первых линий защиты клеток от агрессивного действия свободных радикалов обеспечивают СОД, каталаза и глутатионзависимые ферменты, удаляющие органические перекиси. В гепатопанкреасе и жабрах

анадары установлена высокая активность каталазы, СОД и ГР, достоверно большая, чем в ноге моллюска, $P < 0.05-0.001$ (рис. 3 и 4). Активность каталазы и СОД в гепатопанкреасе ($R^2 - 0.955$) и жабрах

($R^2 = 0.655$) анадары положительно коррелирует между собой. Сбалансированность активности каталазы и СОД, утилизирующих кислородные радикалы, является важнейшим условием эффективности ферментного звена антиоксидантной системы, при сохраненной активности каталазы активность СОД не подавляется [Меньшикова, Зенков, 1993; Чеснокова и др., 2006].

В гепатопанкреасе и жабрах анадары установлена одинаково высокая, значительно большая, чем в ноге, активность ГТП (рис. 6). Наибольшая активность ГТП характерна для клеток, обладающих высокой секреторной или поглотительной способностью: печени, селезёнки, поджелудочной железы, почек, жёлчных ходов, тонкого кишечника и мозга [Мазо, 1998; Ларичева и др., 2007]. Этот фермент участвует в транспорте аминокислот и «строительстве» белковых молекул, является частью цикла глутатиона, связан с регуляцией его уровня в тканях. По нашим данным, в тканях анадары с высокой активностью ГТП уровень глутатиона был понижен, и наоборот. Очевидно, это обусловлено тем, что поступление глутатиона из плазмы крови в ткани контролируется активностью ГТП, мышечная ткань сохраняет глутатион за счёт снижения активности этого фермента, а в других тканях, напротив, в ответ на снижение снабжения глутатионом увеличивается активность ГТП [Мазо, 1998].

Функция глутатионовой системы анадары, по-видимому, была связана в большей степени с поддержанием и наращиванием ресурса GSH, поскольку в исследованных тканях активность ГР (77.9–167.4 мкмоль/мин мг) была в 4–10 раз выше, чем ГП (8.5–21.1 мкмоль/мин мг) (рис. 3 и 4). Содержание глутатиона находилось в противофазе с величиной активности каталазы и СОД, вероятно, вследствие способности глутатиона нейтрализовать супероксидный радикал и таким образом компенсировать

недостаточную активность ферментного звена АОС [Кулинский, Колесниченко, 1990; Чеснокова и др., 2006].

Активность катепсина Д в ноге и жабрах анадары была в 2–3 раза выше, чем в гепатопанкреасе, $P < 0.05$ (рис. 6). Катепсин Д является лизосомальным протеолитическим ферментом клетки, изменение его активности может служить одним из показателей интенсивности процессов окислительной модификации белков, скорость которых выше в клетках с аэробной направленностью метаболизма.

Примечательно, что отношение активности МДГ/ЛДГ, по нашим данным, в ряду тканей анадары гепатопанкреас – жабры – нога понижается: $14.95 > 10.37 > 5.27$, а у мидии, наоборот, максимально в ноге. Отношение активности МДГ/ЛДГ в тканях обоих видов обратно пропорционально процентному содержанию каротиноидов [Поспелова, Нехорошев, 2003; Бородин, 2013], способных образовывать систему внутриклеточного депонирования кислорода [Карнаухов, 1988]. Известно, чем выше приток кислорода, тем ниже коэффициент МДГ/ЛДГ в тканях пластинчатожаберных моллюсков [Горомосова, Шапиро, 1984]. Парадоксальная более аэробная направленность метаболизма в ноге по сравнению с гепатопанкреасом и жабрами проявилась при исследовании биохимических реакций в тканях анадары в условиях нормоксии [Солдатов и др., 2008].

В связи с этим необходимо обратить внимание на то, что нога анадары, сохраняя локомоторную функцию, приобрела дополнительную метаболическую нагрузку. По способу питания анадара является фильтратором, у неё нет необходимости перемещаться в поисках жертвы. У многих видов моллюсков по этой причине нога значительно уменьшается в размерах или редуцируется в процессе метаморфоза. Например, у мидии масса

ноги в несколько раз меньше гепатопанкреаса, а у взрослой устрицы нога отсутствует. Соматический индекс ноги анадары составляет 39%, жабр – 21%, гепатопанкреаса – 11% [Бородина, 2013]. В нормальных условиях *A. kagoshimensis* лежит на субстрате и через приоткрытые створки хорошо видна крупная ярко-оранжевая нога моллюска. Из-за отсутствия хорошо развитых сифонов большинство моллюсков подсемейства Anadarae не зарываются в песок и ил на любую глубину, а лежат, выступая над поверхностью [Broom, 1985]. Именно в ноге анадары сосредоточено основное количество каротиноидов – 46%, в то время как у других черноморских *Bivalvia* – в гепатопанкреасе и гонадах [Карнаухов, 1988; Минюк и др., 1996; Терещенко и др., 2000; Поспелова, Нехорошев, 2003; Бородина и др., 2009]. Каротиноиды и гемоглобин, депонируя кислород, способны принимать участие в энергообеспечении клеток при гипоксии [Карнаухов, 1988; Hourdez, Weber, 2005].

Содержание глутатиона в ноге анадары в 2–4 раза больше, чем в других тканях, $P < 0.05–0.001$, а его окисление в реакциях с ГП идёт так же быстро, как в жабрах, и вдвое превышает скорость этого процесса в гепатопанкреасе, $P < 0.05$ (рис. 3). Важность активности ГП определяется её более высоким сродством к перекиси водорода по сравнению с каталазой при низких концентрациях субстрата, которые возникают чаще. Между активностью ГП и уровнем ПОЛ в тканях анадары обнаружена обратная связь ($R^2 = 0.945$). [Гостюхина и др., 2012].

Глутатион играет важную роль в антиоксидантной защите тканей как при гипоксических, так и при гипероксических состояниях, а также обеспечивает формирование антиоксидантного потенциала в эритроцитах [Чеснокова и др., 2006]. Во всех тканях гемоглобинсодержащей анадары концентрация глутатиона

больше, чем у мидии, особенно в жабрах и ноге: в 3.4–3.9 раза [Гостюхина, Головина, 2013].

В результате гипоксии/аноксии и последующей реоксигенации возникает одно и то же явление – окислительный стресс. Участие глутатиона в этих процессах показано при изучении АО системы пищеварительной железы и жабр дальневосточной арки *Scapharca broughtoni*, к сожалению, авторы не исследовали ткань ноги моллюска на предмет содержания глутатиона и каротиноидов [Довженко, 2006; Истомина и др., 2010].

Глутатион защищает клетки от активных форм кислорода, образование которых – неизбежное следствие аэробных процессов. Он обычно отсутствует у анаэробных микроорганизмов, но есть почти у всех аэробов, что подтверждает правомочность гипотезы о появлении глутатиона в связи с возникновением аэробного метаболизма и митохондрий [Мазо, 1998]. Между содержанием глутатиона и каротиноидов в тканях анадары существует положительная корреляция ($R^2 = 0.922$) [Гостюхина и др., 2012]. Высокая концентрация двух сильнейших низкомолекулярных антиоксидантов, интенсивное окисление глутатиона в ноге *A. kagoshimensis*, свидетельствуют о значительном участии этого органа в дыхательной функции.

Интенсификация аэробного обмена и значительный ресурс антиоксидантов могут быть обусловлены необходимостью обеспечить приток кислорода и одновременно эффективную АО защиту репродуктивной системы анадары, которая, так же как у дальневосточного моллюска, погружена в кожно-мускульный мешок, образованный разрастанием ткани ноги [Масленникова, 2000]. Концентрация глутатиона и каротиноидов в репродуктивных тканях отражает важную роль этих соединений в процессах размножения [Бриттон, 1986;

Кулинский, Колесниченко, 1990; Минюк и др., 1996; Лукьянова, 2006; Чеснокова и др., 2006].

Достаточное содержание глутатиона необходимо также для поддержания клеточного уровня АТФ [Martínez и др., 1995], что согласуется с более высоким пулом аденилатов в ноге анадары по сравнению с другими тканями [Солдатов и др., 2010]. При больших физических нагрузках поток активных форм кислорода возрастает, что, по-видимому, является одной из причин значительной концентрации антиоксидантов (глутатиона и каротиноидов) в ноге анадары. Чтобы избежать опасности, *A. kagoshimensis* способна быстро передвигаться, используя массивную ногу: моллюск длиной 2.5 см в течение 20 секунд может проползти расстояние в 40 см, в то время как одноразмерным мидии и беззубке для этого понадобится около часа – большинство двустворчатых моллюсков характеризуется малой подвижностью [Справочник по экологии..., 1966]. В ноге анадары установлена наиболее высокая активность ферментов энергетического метаболизма: ЛДГ, МДГ, АлАТ и АсАТ, $P < 0.05-0.001$ (рис. 5). Активность ЛДГ в ноге анадары в 6.8 раза выше, чем у мидии [Головина, 2005]. По активности этого фермента в мышечной ткани можно судить о скоростных качествах гидробионтов: среди пластинчатожаберных моллюсков, ведущих прикрепленный образ жизни, она ниже, чем у свободных форм, у малоподвижных рыб – ниже, чем у быстроплавающих [Горомосова, Шапиро, 1984, Хочачка, Сомеро, 1988; Эмеретли, Русинова, 2001].

В исследованных тканях анадары активность МДГ и трансаминаз была значительно выше, чем ЛДГ, $P < 0.05-0.001$ (рис. 5). Известно, что одним из основных механизмов адаптации моллюсков к существованию в гипоксической среде являются особенности биохимической

организации их гликолитической системы и сопряженной части цикла Кребса [Вержбинская, Шапиро, 1968; Хочачка, Сомеро, 1977; Горомосова, Шапиро, 1984]. Сравнительно низкая активность ЛДГ позволяет не накапливать лактат в тканях, а регуляторную роль в сохранении равновесия окислительно-восстановительного потенциала, пополнении метаболитов цикла Кребса берёт на себя ряд ферментов, в том числе цитоплазматические МДГ, АлАТ и АсАТ. Высокоактивные АлАТ и АсАТ в анаэробных условиях осуществляют функции объединения углеводного и аминокислотного метаболизма. Значительная часть пирувата даже в аэробных условиях преобразуется в аланин с помощью АлАТ. В условиях гипоксии трансаминазы и МДГ, участвуя в переходе моллюсков на анаэробный обмен, активируются, что сопровождается ещё большим ингибированием ЛДГ. Особенно сильно снижается активность ЛДГ в мышечной ткани, поэтому отношение активности МДГ/ЛДГ в ней позволяет оценить состояние двустворчатых моллюсков и самой среды обитания [Горомосова, Шапиро, 1984; Головина, 2005].

Таким образом, величина исследованных показателей анадары имеет тканевую специфику. В гепатопанкреасе моллюска по сравнению с жабрами и ногой достоверно выше содержание глюкозы, лактата, пирувата, белка, аминного азота, мочевины и содержание ТБК-активных продуктов. Активность СОД, ГР и ГГТП в гепатопанкреасе и жабрах одинаково высока и значительно больше, чем в ноге. В тканях анадары с высокой активностью ГГТП, трансформирующей глутатион, уровень глутатиона был понижен, и наоборот. Жабры обладают наибольшей активностью каталазы и катепсина D. В ноге установлена максимальная активность МДГ, ЛДГ, АлАТ, АсАТ, ГП и содержание глутатиона при одновременно минимальном уровне

ТБК-активных продуктов и величине отношения активности МДГ/ЛДГ. У анадары, как и у других двустворчатых моллюсков, являющихся факультативными анаэробами, активность МДГ и трансаминаз в тканях значительно выше, чем ЛДГ. Особенностью вселенца является то, что наряду с гепатопанкреасом и жабрами нога анадары служит важным метаболическим органом с высоким уровнем обмена и антиоксидантной защиты, значительную роль в которой играет низкомолекулярное звено (глутатион и каротиноиды).

Среди исследованных показателей доминирующими компонентами антиоксидантной системы в гепатопанкреасе являются СОД, каталаза, ГР и мочевины, в жабрах – СОД, каталаза и ГР, в ноге – ГП и глутатион. Установлена положительная корреляция между активностью каталазы и СОД в гепатопанкреасе ($R^2 = 0.955$) и жабрах ($R^2 = 0.655$), что свидетельствует об эффективности ферментного звена АО системы. Концентрация низкомолекулярных биоантиоксидантов и активность антиоксидантных ферментов в тканях анадары специфически сбалансирована: высокий ресурс глутатиона сопровождается низким уровнем мочевины и активности каталазы и СОД, и наоборот. Повидимому, активация разных звеньев АО комплекса, тканевое разнообразие реакций, обеспечивающих регуляцию интенсивности свободнорадикального окисления, позволяют анадаре формировать быстрый адаптивный ответ на изменение условий среды обитания.

Литература

- Андреенко Т.И., Солдатов А.А., Головина И.В. Особенности реорганизации тканевого метаболизма у двустворчатого моллюска *Anadara inaequalvis* (Bruguiere, 1978) в условиях экспериментального голодания // Морской экологический журнал. 2009а. Т. VIII, №. 3. С. 15–24.
- Андреенко Т.И., Солдатов А.А., Головина И.В. Адаптивная реорганизация метаболизма у двустворчатого моллюска *Anadara inaequalvis* Bruguiere в условиях экспериментальной аноксии // Доповіді НАН України. 2009б. № 7. С. 155–160.
- Анистратенко В.В., Халиман И.А. Двустворчатый моллюск *Anadara inaequalvis* (Bivalvia, Arcidae) в северной части Азовского моря: завершение колонизации Азово-Черноморского бассейна // Вестник зоологии. 2006. Т. 40, № 6. С. 505–511.
- Бахмет И.Н., Фокина Н.Н., Нефёдова З.А., Руоколайнен Т.Р., Немова Н.Н. Мидия *Mytilus edulis* L. Белого моря как биоиндикатор при воздействии растворённых нефтепродуктов // Труды Карельского научного центра РАН. 2012. № 2. С. 38–46.
- Бородина А.В. Каротиноиды тканей черноморских моллюсков с различным типом питания: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев. 2013. 22 с.
- Бородина А.В., Нехорошев М.В., Солдатов А.А. Особенности состава каротиноидов тканей двустворчатого моллюска *Anadara inaequalvis* Bruguiere // Доповіді НАН України. 2009. № 5. С. 186–190.
- Бриттон Г. Биохимия природных пигментов. М.: Мир, 1986. 422 с.
- Вержбинская Н.А., Шапиро А.З. Тканевой окислительный обмен мидий и его сезонные изменения // В кн.: Физиология и биохимия беспозвоночных. Л.: Наука, 1968. С. 233–342.
- Гирин С.В. Модификация метода определения активности каталазы в биологических субстратах // Лабораторная диагностика. 1999. № 4. С. 45–46.
- Головина И.В. Влияние неблагоприятных факторов среды на активность ферментов в тканях черноморских моллюсков // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету. Сер.: Біологія. 2005. Т. 4 (27). С. 46–47.

- Горомосова С.А., Шапиро А.З. Основные черты биохимии энергетического обмена мидий. М.: Лёгкая и пищевая промышленность, 1984. 120 с.
- Гостюхина О.Л., Головина И.В. Сравнительное исследование антиоксидантного комплекса тканей черноморских моллюсков: *Mytilus galloprovincialis*, *Anadara inaequivalvis* и *Crassostrea gigas* // Гидробиологический журнал. 2013. Т. 49, № 1. С. 82–90.
- Гостюхина О.Л., Солдатов А.А., Головина И.В., Бородин А.В. Содержание каротиноидов и состояние антиоксидантного ферментативного комплекса тканей у двустворчатого моллюска *Anadara inaequivalvis* Br. // Журнал эволюционной физиологии и биохимии. 2012. Т. 48, № 6. С. 542–547.
- Довженко Н.В. Реакция антиоксидантной системы двустворчатых моллюсков на воздействие повреждающих факторов среды: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2006. 22 с.
- Заика В.Е., Сергеева Н.Г., Колесникова Е.А. Вселенцы в донной макрофауне Чёрного моря: распространение и влияние на сообщества бентали // Морской экологический журнал. 2010. Т. IX, № 1. С. 5–22.
- Истомина А.А., Довженко Н.В., Челомин В.П. Реакция антиоксидантной системы на аноксию и реоксигенацию у морского двустворчатого моллюска *Scapharca Broughtoni* // Вестник Московского государственного областного университета. 2010. № 4. С. 39–43.
- Камышников В.С. Справочник по клинико-биохимическим исследованиям и лабораторной диагностике. Москва: МЕДпресс-информ. 2004. 501 с.
- Карнаухов В.Н. Биологические функции каротиноидов. М.: Наука, 1988. 223 с.
- Кения М.В., Лукаш А.И., Гуськов Е.П. Роль низкомолекулярных антиоксидантов при окислительном стрессе // Успехи современной биологии. 1993. Т. 113, вып. 4. С. 456–470.
- Колісник М.І., Колісник Г.В., Нідзюлка Є., Влізло В.В. Активні форми кисню та їх роль у метаболізмі клітин // Біологія тварин. 2009. 11, № 1–2. С. 12–19.
- Колючкина Г.А. Биомаркеры воздействия загрязнений на двустворчатых моллюсков Северо-Кавказского побережья Чёрного моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2009. 27 с.
- Кулинский В.И., Колесниченко Л.С. Биологическая роль глутатиона // Успехи современной биологии. 1990. Т. 110, вып. 1(4). С. 20–33.
- Ларичева Е.С., Козлов А.В., Балябина М.Д. Методы определения активности гаммаглутамилтрансферазы // Terra medica. 2007. № 4 (Электронный журнал) // (http://www.terra-medica.spb.ru/ld4_2007/laricheva.htm). Проверено 29.01.2014.
- Лукьянова О.Н. Молекулярные биомаркеры энергетического метаболизма мидий при антропогенном загрязнении зал. Петра Великого Японского моря // Экология. 2006. № 3. С. 227–231.
- Мазо В.К. Глутатион как компонент антиоксидантной системы желудочно-кишечного тракта // Российский журнал гастроэнтерологии, гепатологии, колопроктологии. 1998. Т. 8, № 1. С. 47–53.
- Масленникова Л.А. Сперматогенез двустворчатого моллюска *Anadara broughtoni* (Schrenck) // Известия ТИНРО. 2000. Т. 127, № 1–2. С. 453–490.
- Меньшикова Е.Б., Зенков Н.К. Антиоксиданты и ингибиторы радикальных окислительных процессов // Успехи современной биологии. 1993. Т. 113, № 4. С. 442–455.
- Мильман Л.С., Юровецкий Ю.Г., Ермолаева Л.П. Определение активности важнейших ферментов углеводного обмена // Методы биологии развития. М.: Наука, 1974. С. 346–364.

- Минюк Г.С., Нехорошев М.В., Романова З.А., Яницкая Т.Н., Козинцев А.Ф. Индивидуальная вариабельность и сезонная динамика содержания каротиноидов коллекторных мидий *Mytilus galloprovincialis* // Гидробиологический журн. 1996. 32, № 3. С. 51–57.
- Новицкая В.Н., Солдатов А.А. Эритроидные элементы гемолимфы *Anadara inaequalvis* (Mollusca: Arcidae) в условиях экспериментальной аноксии: функциональные и морфометрические характеристики // Морской экологический журнал. 2011. Т. X., № 1. С. 56–64.
- Переслегина И.А. Активность антиоксидантных ферментов слюны здоровых детей // Лабораторное дело. 1989. № 11. С. 20–23.
- Поспелова Н.В., Нехорошев М.В. Содержание каротиноидов в системе «взвешенное вещество – мидия (*Mytilus galloprovincialis* Lmk.) – биоотложения мидий» // Экология моря. 2003. Вып. 64. С. 62–66.
- Путилина Ф.Е. Определение содержания восстановленного глутатиона в тканях // Методы биохимических исследований. Л.: ЛГУ, 1982. С. 183–186.
- Ревков Н.К. Таксономический состав донной фауны крымского побережья Чёрного моря // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. 2003. С. 209–218.
- Солдатов А.А., Андреевко Т.И., Головина И.В. Особенности организации тканевого метаболизма у двустворчатого моллюска – вселенца *Anadara inaequalvis* Bruguiere // Доповіді НАН України. 2008. № 4. С. 161–165.
- Солдатов А.А., Столбов А.Я., Головина И.В., Андреевко Т.И., Холодов В.И. Тканевая специфика метаболизма у двустворчатого моллюска-вселенца *Anadara inaequalvis* Br. // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету. Серія: біологія. 2005. 4, № 27. С. 230–232.
- Солдатов А.А., Сысоева И.В., Сысоев А.А., Андреевко Т.И. Аденилатная система тканей двустворчатого моллюска *Anadara inaequalvis* в условиях экспериментальной аноксии // Гидробиологический журнал. 2010. Т. 46, № 3. С. 69–78.
- Справочник по экологии морских двустворок. М.: Наука, 1966. 352 с.
- Стальная И.Д., Гаришвили Т.Г. Метод определения малонового диальдегида с помощью тиобарбитуровой кислоты // Современные методы в биохимии / Под ред. В.Н. Ореховича. М.: Медицина, 1977. С. 66–67.
- Терещенко Н.Н., Нехорошев М.В., Романова З.А. Изучение каротиноидов в черноморской фазеолине на морском шельфе с различной концентрацией кислорода в воде // Доповіді НАН України. 2000. № 6. С. 203–207.
- Финогенова Н.Л., Куракин А.П., Ковтун О.А. Морфологическая дифференциация *Anadara inaequalvis* (Bivalvia, Arcidae) в Чёрном море // Гидробиологический журнал. 2012. Т. 48, № 5. С. 3–10.
- Хочачка П., Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации. М.: Мир, 1977. 398 с.
- Хочачка П., Сомеро Дж. Биохимическая адаптация. М.: Мир, 1988. 586 с.
- Чеснокова Н.П., Понукалина Е.В., Бизенкова М.Н. Молекулярно-клеточные механизмы инактивации свободных радикалов в биологических системах // Успехи современного естествознания. 2006. № 7. С. 29–36.
- Чикина М.В. Макрозообентос рыхлых грунтов Северо-Кавказского побережья Чёрного моря: пространственная структура и многолетняя динамика: Автореферат дис. ... канд. биол. наук. М., 2009. 25 с.

- Чикина М.В., Колючкина Г.А, Кучерук Н.В. Аспекты биологии размножения *Scapharca inaequalvis* (Bruguiere) (BIVALVIA, ARCIDAE) в Чёрном море // Экология моря. 2003. Вып. 64. С. 72–77.
- Чихачёв А.С, Фроленко Л.Н., Реков Ю.И. Новый вселенец в Азовское море // Рыбное хозяйство. 1994. № 3. С. 40.
- Шиганова Т.А., Мусаева Э.И., Лукашова Т.А., Ступникова А.Н., Засько Д.Н., Анохина Л.Л., Сивкович А.Е., Гагарин В.И., Булгакова Ю.В. Увеличение числа находок средиземноморских видов в Чёрном море // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 3. С. 61–99.
- Эмеретли И.В., Русинова О.С. Активность ферментов основных путей окисления углеводов в тканях рыб // Гидробиологический журнал. 2001. Т. 37, № 1. С. 79–87.
- Bologa A.S., Bodeanu N., Petran A., Tiganus V., Zaitsev Y. Major modifications of the Black Sea benthic and planktonic biota in the last three decades // Bulletin de l'Institut Océanographique de Monaco. 1995. Vol. 15. P. 85–110.
- Broom M.J. The Biology and Culture of Marine Bivalve Molluscs of the Genus *Anadara* // International Center for Living Aquatic Resources, Manila, Philippines. 1985. 44 p.
- Holden J. A., Pipe R. K., Quaglia A., Ciani G. Blood cells of the arcid clam, *Scapharca inaequalvis* // Journal of the Marine Biological Association U.K. 1994. 74, N 2. P. 287–299.
- Hourdez St., Weber R.E. Molecular and functional adaptations in deep-sea hemoglobins // Journal of Inorganic Biochemistry. 2005. Vol. 99. P. 130–141.
- Katsanevakis S., Gatto F., Zenetos A., Cardoso A.C. How many marine aliens in Europe? // Management of Biological Invasions. 2013. Vol. 4, Iss. 1. P. 37–42.
- Krapal A.-M., Popa O.P., Levarda A.F., Iorgu E.I., Costache M., Crocetta F., Popa L.O. Molecular confirmation on the presence of *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) (Mollusca: Bivalvia: Arcidae) in the Black Sea // Travaux du Museum National d'Histoire Naturelle «Grigore Antipa». 2014. Vol. 57 (1). P. 9–12.
- Martínez M., Maria Luisa Ferrándiz M.-L., Díeza A., Miquel J. Depletion of cytosolic GSH decreases the ATP levels and viability of synaptosomes from aged mice but not from young mice // Mechanisms of Ageing and Development. 1995. Vol. 84, Issue 1. P. 77–81.
- Nishikimi M., Rao N.A., Yagi K. The occurrence of superoxide dismutase anion in the reaction of reduced phenazine methosulphate and molecular oxygen // Biochemical and Biophysical Research Communications. 1972. Vol. 46. P. 849–853.
- Sahin C., Düzgüneş E., Okumuş I. Seasonal Variations in Condition Index and Gonadal Development of the Introduced Blood Cockle *Anadara inaequalvis* (Bruguiere, 1789) in the Southeastern Black Sea Coast // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2006. Vol. 6. P. 155–163.
- Sahin C., Emiral H., Okumuş I., Gozler A.M., Kalayci F., Hacimurtezaoglu N. The Benthic Exotic Species of the Black Sea: Blood Cockle (*Anadara inaequalvis*, Bruguiere, 1789: Bivalve) and Rapa Whelk (*Rapana thomasi*, Crosse, 1861: Mollusc) // Journal of Animal and Veterinary Advances. 2009. Vol. 8(2). P. 240–245.
- Yao C., Somero G.N. Thermal stress and cellular signaling processes in hemocytes of native (*Mytilus californianus*) and invasive (*M. galloprovincialis*) mussels: Cell cycle regulation and DNA repair // Comparative biochemistry and physiology. Part A, Molecular and integrative physiology. 2013. Vol. 165 (2). P. 159–168.

**PECULIARITIES OF METABOLISM IN TISSUES
OF CLAM-INVADER INTO THE BLACK SEA
ANADARA KAGOSHIMENSIS (TOKUNAGA, 1906)
(BIVALVIA: ARCIDAE)**

© 2016 Golovina I.V.¹, Gostyukhina O.L.¹, Andreyenko T.I.²

¹ A.O. Kovalevsky Institute of Marine Biological Research of the RAS,
2 Nakhimov Ave., Sevastopol, Russia, 299011; ivgolovina@mail.ru

² Sevastopol State University. 33 University Str., Sevastopol, Russia, 299053

A comparison of parameters of antioxidant system, carbohydrate, protein and energy metabolism in the tissues of invader, bivalve mollusk *Anadara kagoshimensis*, was carried out. Tissue specificity of the parameters examined was found. It was shown that the foot of anadara along with hepatopancreas and gills was an important metabolic organ with high level of metabolism and antioxidant defense. The content of low molecular bioantioxidants and antioxidant enzymes activity was specifically balanced in the examined tissues of mollusk. The behavior, physiological and biochemical preconditions of anadara's successful invasion in the Black Sea - Azov basin are discussed.

Key words: invader species, the Black Sea, bivalve mollusks, metabolism, *Anadara kagoshimensis*.